

УДК 631.95:595.4

## ТЯЖЕЛЫЕ МЕТАЛЛЫ В ПАУКАХ (*Arthropoda: Aranei*)

© 1999 г. Р. О. Бутовский, А. В. Танасевич

Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы,  
113628 Москва, Садки-Знаменское, Россия

Поступила в редакцию 27.05.99 г.

Приводятся сведения по содержанию тяжелых металлов в пауках и анализ основных закономерностей их воздействия на членистоногих.

### ВВЕДЕНИЕ

Усиление загрязнения наземных экосистем тяжелыми металлами (ТМ) за последние десятилетия делает необходимым изучение их влияния на все компоненты сообществ, в том числе и на наземных членистоногих. Повышенный интерес к членистоногим связан, вероятно, во-первых, с осознанием их роли в биоценозах, а, во-вторых, с возможностью использования членистоногих в биоиндикации, бурно развивающейся во всех промышленно развитых странах.

Пауки (*Aranei*) – один из крупнейших отрядов паукообразных. Имея почти всесветное распространение, эти облигатные неспециализированные хищники занимают важное место в структуре наземных биоценозов. Они являются неотъемлемым и доминирующим компонентом почвенно-подстилочной фауны почти во всех климатических зонах Евразии. Массовость, высокая плодовитость и прожорливость делают пауков одним из главных факторов регуляции численности членистоногих в наземных сообществах, особенно в их нижних ярусах. Являясь консументами первого и второго порядков, пауки, в свою очередь, служат хорошей кормовой базой следующим элементам пищевой цепи, главным образом птицам, в рационе которых они составляют до 40% [1], насекомоядным млекопитающим (30–70% пищи, [2]), рептилиям и пр. Естественно ожидать, что значительная часть металлов, участвующая в круговороте веществ в экосистеме, так или иначе проходит через пауков. Однако пауки, в качестве объекта подобных исследований, сравнительно мало интересовали ученых. Причин, вероятно, этому несколько. Пауки – одна из самых сложных и разнообразных в таксономическом плане группы членистоногих, ведущих большей частью скрытный образ жизни. Видовая идентификация этих беспозвоночных животных сложна и возможна лишь по половозрелым особям. Экология пауков изучена плохо, особенно в области их питания, не до конца изучен и их механизм так называемого внешнего пищеварения.

Информация по содержанию металлов в пауках скудна, отрывочна, зачастую противоречива и разбросана по многочисленным работам. Специальных исследований пауков в интересующем нас аспекте крайне мало, и они, как правило, лишь констатируют факты накопления тех или иных ТМ в тканях пауков, обитающих в биотопах с различной степенью загрязнения. Сведения по воздействию ТМ на биологические, популяционные характеристики пауков (репродуктивный потенциал, продолжительность жизни, уровень метаболизма и пр.) и структуру их сообществ практически отсутствуют.

Настоящий обзор продолжает серию публикаций по оценке влияния ТМ на беспозвоночных животных [3–7]. В нем мы попытались собрать по возможности все имеющиеся в литературе сведения по содержанию ТМ в пауках, а также выявить и проанализировать основные закономерности их воздействия на этих членистоногих.

### ПУТИ ПОСТУПЛЕНИЯ ТМ В ПАУКОВ

Каким образом металлы могут попасть в тело паука? Вероятно, с водой и пищей через пищеварительный тракт, а также с атмосферным воздухом через органы дыхания. Какой путь является основным?

Несмотря на то, что жидкости в жертвах пауков хватает, пауки все же воду пьют. Мы не нашли сведений по потреблению воды пауками, но можем предположить, что это конденсированная в виде росы влага, атмосферные осадки и, вероятно, в наименьшей степени капиллярные почвенные воды. Основным же источником воды для пауков являются их жертвы – преимущественно членистоногие животные.

Как известно, пауки не съедают свою жертву, а высасывают ее. Поймав и обездвижив ее с помощью яда, паук через наносимые раны впрыскивает внутрь жертвы жидкость, обладающую сильным протеолитическим действием. Основную часть этой жидкости составляет секрет пече-

ни (гепатопанкреатической железы), к которому примешиваются секреты гнатококсальных и губных желез [8]. Этот пищеварительный сок разжижает и переваривает внутренние ткани животного – растворяет белки, углеводы и эмульгирует жиры. Полученная питательная масса высасывается пауком, причем все твердые частицы отфильтровываются специальным цедильным аппаратом, и через некоторое время от жертвы остается лишь хитиновый экзоскелет (членистоногие) или же костные, роговые и волоссяные ткани (рептилии, мелкие млекопитающие и птицы), не перевариваемые пищеварительным соком паука.

Дыхательные органы, как каналы поступления свинца в организм, представляются нам менее значимыми, чем попадание с пищей и водой. Большинство палеоарктических пауков имеют комбинированную дыхательную систему, состоящую из одной пары легких и системы трахей, причем и те и другие открываются наентральной стороне брюшка дыхальцами. Дыхание через трахеи пассивное, их стенки покрыты кутикулой, проницаемой лишь для газов. Дыхание легкими активное. Специальные мышцы открывают и закрывают входные отверстия (стигмы), через которые воздух попадает в преддверие легких, но не омывает их пластинки, где, собственно, и происходит газообмен. Проникновение воздуха в узкие щели между пластинками легких происходит путем диффузии. Попадание пыли, частичек выбросов и субстрата, содержащего ТМ, в легкие, затем в кровяное русло и далее, если и возможно, то по значимости своей несравнимо с мощным каналом поступления металлов через пищеварительную систему.

Таким образом, становится очевидным, что основным путем поступления ТМ в тело пауков является пища, т.е. их жертвы, а также, поедаемая тенетными формами паутина.

Для получения достоверных результатов о содержании тех или иных ТМ в пауках, помимо точности измерительных приборов большое значение имеет предварительная обработка исследуемого материала. Вполне возможно, что некоторые случаи регистрации высокого содержания тех или иных металлов в тканях пауков являются просто артефактом: Clausen [9], например, нашел, что высокое содержание свинца в пауках в его опытах связано с накоплением металлов содержащей пыли на поверхности их тела. Использование ультразвуковой чистки животных убрало такое “загрязнение”. Действительно, брюшко пауков, в отличие от карапакса, практически голого, как правило, сильно обволошено, и в особенности у почвенно-подстилочных и герпетобионтных форм, буквально забито частичками грязи и пыли. Полностью отмыть или “вычесать” эту грязь из густых волосков абдоминального покро-

ва паука вручную, без специальных методов – задача чрезвычайно трудоемкая.

Вторым важным моментом достижения достоверных результатов является методика отлова пауков для химических анализов. Очевидно, что отлов живого материала (с последующей его заморозкой) предпочтительнее сбора почвенными ловушками в фиксирующую жидкость. Ошибка этих методов будет систематической, но попытка их сочетания для оценки содержания ТМ в пауках может привести к неправильным интерпретациям данных [10].

## ТОКСИЧНОСТЬ

Набор металлов, определяемых в пауках, обычно сводится к следующему: Zn, Al, Cd, Pb, Cu, Fe, Mn, Mg. Первые четыре элемента расположены в порядке убывания их токсичности [11], причем к безоговорочно токсичным можно отнести лишь Cd и Pb [7]. Пока достоверно известно, что лишь один из металлов жизненно необходим паукам: это медь, входящая в состав гемоцианина – дыхательного пигмента гемолимфы пауков. Значение и место в метаболизме других металлов не вполне ясны. Не исключено, что все элементы жизненно необходимы, но в разных количествах. В литературе отсутствуют сведения о воздействии ТМ на рост, продуктивность или на другие организационные и популяционные параметры. Максимальные значения содержания ТМ в телах пауков в литературе нами обнаружены следующие (в мкг/г): Cd – 163 [12], Cu – 1100 [13], Pb – 1221 [14], Fe – 1508 [15], Zn – 2500 [14]. Безусловно, значения эти крайне высоки: как указывает Maelfait [12], даже уровень кадмия в пауках равный 50 мкг/г может являться токсичным для птиц, питающихся этими пауками.

## НАКОПЛЕНИЕ МЕТАЛЛОВ ПАУКАМИ

Как отмечено выше, пауки высасывают растворенные внутренние ткани своих жертв, не утилизируя хитиновый экзоскелет. Естественно ожидать, что металлы, отложенные в хитиновых покровах жертв, не попадают в тело пауков. Известно, что цинк в основном откладывается именно в экзоскелетных образованиях [16], однако именно этот металл обнаруживается в тканях пауков в максимальных количествах.

Так или иначе, но пауки накапливают ТМ даже в слабо загрязненных местообитаниях. Более того, установлено, что пауки накапливают сравнительно больше ТМ, чем другие членистоногие (первенство, правда, здесь принадлежит мокрицам и дождевым червям). Так, по данным Hunter с соавт. [2], пауки аккумулируют медь в 2–3, а кадмий в 7–8 раз больше, чем, например, совместно обитающие хищные жуки. По данным Maelfait

[12] разница в содержании Cd в пауках и других почвенных беспозвоночных в одном биотопе может быть 20-кратной (паук *Trochosa ruricola* juv./изопода *Sphaeroma hookeri*: 55/1.4 мкг/г), цинка – 7 (паук *Pardosa purbeckensis*/амфиопода *Philoscia muscorum*: 735/111 мкг/г), а меди – 6 (паук *Tegenaria picta*/амфиопода *Orechestia gammarella*: 311/52 мкг/г). Butovsky установил [17], что в ряду мокрицы–пауки–жукалицы концентрация меди и цинка в подмосковных экосистемах падает соответственно (в мкг/г): 92–70–16 и 1110–352–108.

Накопление металлов пауками происходит по-разному. Ведущее значение, по-видимому, имеет вид (тип металла) и степень загрязнения местообитания. Немаловажную роль играет принадлежность пауков к тем или иным экологическим группам (тенетники, почвенно-подстилочные, хортобионтные формы и пр.), различающимся хищнической стратегией, составом пищи и микрорельефными преференциями обитания. Обнаружены видовые, половые, сезонные и возрастные различия в аккумуляции металлов у пауков. Однако данные по всем этим параметрам чрезвычайно скучны и зачастую противоречивы, так что создать единую картину (схему) взаимодействия пауков с ТМ пока не представляется возможным. Точно установлено одно: пауки из загрязненных биотопов содержат в своих тканях ТМ больше, чем из контрольных, что было показано почти во всех исследованиях. Однако характер накопления и зависимость эта неоднозначны, нелинейны и полиспецифичны.

Hook и Yates [18] отметили, что *Trochosa terricola* не аккумулирует свинец. По данным же Rabitsch [14] *Trochosa terricola* в загрязненных местообитаниях накапливает свинца в 6–7 раз больше, чем в чистых. Van Straalen и van Wensem [19] отметили, что паук *Centromerus sylvaticus* хорошо аккумулирует кадмий (до 20 мкг/г), но плохо свинец. Larsen с соавт. [20] подтвердил, что пауки хорошо аккумулируют кадмий (а также медь и цинк), но плохо, или же совсем не аккумулируют свинец, причем кадмий пауки аккумулируют даже на слабозагрязненных местообитаниях [14]. Wilczek [21], наоборот, не обнаружила тенденции к накоплению Cd в пауках, в отличие от Pb, Cu и Zn, которые в загрязненных местообитаниях аккумулировались пауками в высоких концентрациях. Все же в большинстве работ показано высокое сродство пауков к кадмию и слабое к свинцу. В опытах Clausen [22] паук *Steatoda bipunctata*, потребляя 70% кадмия, содержащегося в муахах, усваивает его на 100% (в экскрементах металла не обнаружено), но концентрация свинца не превысила 8 мкг/г.

Rabitsch [14] установил, что в отличие от множества исследованных почвенных беспозвоночных животных пауки не демонстрируют очевидные различия в уровне аккумуляции металлов у

разных видов, родов и семейств в местах с одинаковым уровнем загрязнения, например, накопление кадмия не зависит ни от места, ни от степени загрязнения, ни от видовой или семейственной принадлежности. Уровень кадмия у *Mansuphanes mansuetus* и *Centromerus sylvaticus* (сем. *Linyphiidae*, подстилочные виды, плетущие сети) и у *Trochosa terricola* (сем. *Lycosidae*, напочвенный охотник) оказались примерно равными. Тенденция по свинцу более видоспецифична, с большими вариациями, но медь и цинк более равномерно аккумулируются независимо от местообитания или видовой принадлежности. Clausen [23], напротив, показал значительные различия в концентрации металлов у видов близких таксономически и встречающихся в сходных местах. Данные Wilczek [21] свидетельствуют о том, что все исследованные авторами пауки независимо от систематической принадлежности и поведения накапливают больше Pb, Cu и Zn, чем те же пауки из контрольных местообитаний, причем была выявлена избирательность и различная интенсивность накопления у видов с различной пищевой стратегией: *Linyphia triangularis* (*Linyphiidae*) с угольных отвалов больше аккумулируют медь, а *Araneus diadematus* (*Araneidae*) – свинец. *Metellina segmentata* (*Metidae*) накапливает максимальное количество ТМ из трех указанных видов. Разница в накоплении, как предполагают авторы, зависит от содержания ТМ в жертвах, пищевой активности и избирательности пауков [21, 24, 25].

Транспорт ТМ в тканях организмов зависит также и от местных условий, таких, как климат, осадки, роза ветров, состав воздуха и т.п. Так, например, повышенная концентрация в атмосфере NO<sub>2</sub> облегчает транспорт металлов в ткани пауков [21]. Геологическая обстановка также играет немаловажную роль: Nuorteva [24], исследуя пауков окрестностей двух озер, различающихся уровнем кислотности, обнаружил, что концентрация Cd у прибрежного паука *Dolomedes fimbriatus* в окрестностях озера с повышенной кислотностью в четыре раза выше, чем у того же, живущего у менее кислого озера.

Larsen с соавт. [20] изучали накопление ТМ пауками-тенетниками (*Araneidae*), плетущими свои сети довольно высоко над землей и напочвенных пауков-волков (*Lycosidae*) на полях, на которые в течение в течение 10 лет вывозились иловые осадки, содержащие, помимо органики, в высоких концентрациях кадмий, медь, свинец и цинк. Первоначальная гипотеза, что напочвенные пауки должны накапливать больше тяжелых металлов, чем плетущие ловчие сети над землей, подтвердилась: напочвенные пауки, действительно, накапливают значительно больше кадмия и меди, чем тенетники, но уровень свинца у тенетников оказался выше, чем у напочвенных. Различий в накоплении цинка в разных группах не отмечено.

Авторы не смогли объяснить отсутствие накопления свинца напочвенными пауками, несмотря на его высокую концентрацию в почве. В то же время исследования Hunter с соавт. [2] показали обратные результаты: тенетники накапливали несколько больше тяжелых металлов, чем напочвенные охотники. Большее накопление свинца тенетными формами Clausen [22, 23], например, объясняет фактом почти ежедневного поедания пауком старой паутины (или ее части) перед началом плетения новой. Липкие нити паутины могут содержать прилипшие мельчайшие частички выбросов, содержащие металл, с которыми последний и попадает в организм паука.

Противоречивы и данные по накоплению металлов в зависимости от пола и стадии жизненного цикла пауков.

Rabitsch [14] установил, что у почвенно-подстилочных и хортобионтных членистоногих, таких как *Carabidae*, *Acrididae*, *Pyrrhocoridae* и пр. самки в большей степени аккумулируют ТМ, чем самцы. В случае пауков им обнаружена обратная картина: самцы накапливают Pb, Cd, Cu в среднем в 1.5–2 раза больше, чем самки.

По данным Tanasevitch [15] самцы *Pardosa amentata* (пауки-волки) действительно накапливают больше кадмия, чем самки (в 3 раза), однако в свою очередь, самки в 2.1–2.4 больше аккумулируют железа. Концентрации меди и цинка у представителей обоих полов были равными.

Некоторые авторы отметили различия в накоплении ТМ между ювенильными (неполовозрелыми) и половозрелыми (взрослыми) особями, причем в одних случаях металлы в больших концентрациях накапливают взрослые формы, в других – ювенильные. Так, по данным Maelfait [12] у взрослых особей *Pardosa pubescens* (прибрежные марши, Голландия) концентрация меди втрое выше, чем у ювенильных (338 и 109 мкг/г соотв.), цинка – более чем вдвое (735 и 345 мкг/г). Кадмий же содержался в равном количестве (28 мкг/г). У другого вида того же семейства – *Trochosa ruricola* – содержание кадмия у ювенильных особей (55 мкг/г) было почти втрое выше, чем у взрослых форм (21 мкг/г), а меди и цинка практически равное количество (190, 156 и 309, 300 мкг/г соответственно). По данным Butovsky [17], у ювенильных особей *Pardosa amentata* концентрация меди в теле в 2.2 раза выше, чем у взрослых [2]. Отметив высокую сезонную вариабельность концентраций тяжелых металлов в теле пауков, автор приписал это различиям в содержании ТМ у взрослых и ювенильных особей.

В табл. 1 мы собрали данные по накоплению ТМ конкретными видами (а не просто “пауками”) и приводим минимальные и максимальные значения концентрации ТМ в тканях независимо от степени загрязнения местообитания.

Для пауков в целом характерна следующая последовательность содержания ТМ: Zn > Fe > Cu = Pb > Cd (табл. 2). Пауки накапливают цинк значительно больше (на порядок), чем кадмия и такая тенденция наблюдается для всех исследованных семейств.

В табл. 2 мы приводим данные (среднее арифметическое всех величин содержания ТМ) по двум семействам: *Linyphiidae* и *Lycosidae*, с совершенно различными морфотипами. Представители семейства *Linyphiidae* – мелкие, в большинстве своем, почвенно-подстилочные виды, плетущие тенета в полостях подстилки, почвы и т.п. Представители *Lycosidae* (пауки-волки) – крупные охотники, активно охотящиеся на поверхности. Цепочка Zn > Fe > Cu = Pb > Cd характерна для пауков этих семейств. Различия по Cu и Pb меняются местами: у линифиид Pb > Cu, у ликозид – наоборот. Интересно, что отрицательная зависимость между массой тела и содержанием ТМ справедлива лишь для свинца: масса пауков-линифиид как минимум на порядок меньше массы пауков-волков, а содержание свинца в них вдвое выше. Относительно остальных металлов (Zn, Fe, Cu, Cd) тенденция прямо противоположная: у более крупных пауков содержание этих металлов существенно выше: больше масса тела – больше содержание ТМ в тканях.

## РЕГУЛЯЦИЯ СОДЕРЖАНИЯ ТМ В ПАУКАХ

Наличие механизмов регуляции содержания тяжелых металлов в тканях пауков отмечена многими авторами. Clausen [22] в лабораторных опытах показал, что уровень содержания Al в пауках *Steatoda bipunctata* не зависит от его содержания в корме. Этот паук накапливал кадмий, но регулировал содержание свинца: свинец не накапливался в теле паука в концентрации, превышающей 8 мкг/г, тогда как концентрация этого металла у того же вида в загрязненном местообитании была значительно выше. Rabitsch [26] отметил, что у мирмекофильного паука *Zodarion rubidum*, питающегося муравьями, в которых уровень ТМ чрезвычайно высок, концентрация этих металлов не выше, чем у других пауков, живущих в этом же биотопе. В лабораторных условиях Hopkin и Martin [25] изучали динамику накопления Zn, Cd, Pb, Cu и Fe пауками *Dysdera crocata*, которые питаются исключительно мокрицами. Не обнаружено достоверных различий в концентрациях металлов в пауках, которым скармливали мокриц, собранных в опытном и контрольном вариантах. Независимость степени накопления ТМ от места и уровня загрязнения, показанная для *Lepthyphantes mansuetus*, *Centromerus sylvaticus* и *Trochosa terricola*. Rabitsch [14] также подтверж-

**Таблица 1.** Минимальные и максимальные значения концентрации тяжелых металлов в тканях пауков по литературным источникам и оригинальным материалам

Семейство, вид	Концентрация металлов, мкг/г						Источник
	Cd	Cu	Pb	Zn	Fe	Al	
<b>Сем. Theridiidae</b>							
<i>Steatoda bipunctata</i> (L., 1758)	8.0–60			1.0–9.0			[22]
<b>Сем. Linyphiidae</b>							
<i>Baryphyma duffeyi</i> (Millidge, 1954)		149		450			[17]
<i>Centromerus sylvaticus</i> (Bl., 1841)	20–40	25–135	30–1150	97–1350			[12, 14, 17]
<i>Drapetisca socialis</i> (Sund, 1832)	5.0–8.1			310–360	490–750		[24]
<i>Erigone longipalpis</i> (Sund., 1830)	2.2	57		287			[12]
<i>Helophora insignis</i> (Bl., 1841)	5.8–11.0			200–360	390–490		[24]
<i>Hypomma fulvum</i> (Boes., 1902)		233		23			[17]
<i>Gonatium rubellum</i> (Bl., 1841)	15.3	37.3	530	980			[14]
<i>Gongylidium rufipes</i> (L., 1758)	0.6	16.4	2.74				[ЛС*]
<i>Linyphia triangularis</i> (Cl., 1758)	4.1–26.0	41.37–75.33	5.2–9.3	366–752	710–1020		[21, 24]
<i>Macrargus rufus</i> (Wid., 1834)	28.8–29.6	49–67	68–104	386–458			[14]
<i>Mansuphantes mansuetus</i> (Thor., 1875)	15–25	25–65	10–600	300–1150			[14]
<i>Microneta viaria</i> (Bl., 1841)	0.33	14.82	1.58				[ЛС]
<i>Neriene emphana</i> (Walck., 1841)	5.9–8.5			240–340	145–160		[24]
<i>Neriene peltata</i> (Wider, 1834)	3.0–3.7			300–320	240–280		»
<i>Pityohyphantes phrygianus</i> (C.L.K., 1836)	2.5–3.7			290–320	250	24–36	»
<i>Tenuiphantes cristatus</i> (Menge, 1866)	15–60	65–185	15–70	310–600			[14]
<i>Tmeticus affinis</i> (Bl., 1855)		103–132		307–370			[12, 17]
<b>Сем. Tetragnathidae</b>							
<i>Pachygnatha clercki</i> (Sund., 1823)	8.5–23	103–156	6.9	270–333			[12, 17]
<i>Tetragnatha dearmata</i> (Thor., 1873)	1.7–4.3			210–390	190–380		[24]
<i>Tetragnatha extensa</i> (L., 1758)	2.3–3.3			210–350	470–590		»
<b>Сем. Metidae</b>							
<i>Metellina mengei</i> (Bl., 1869)	11.0			290–340	220–230	37–38	[24]
<i>Metellina segmentata</i> (Cl., 1758)	5.4–6.2	41.7–84.6	6.4–11.1	463–811			[21]
<b>Сем. Araneidae</b>							
<i>Araneus diadematus</i> (Cl., 1758)	1.7–3.4	47–58	3.3–9.3	380–657			[24]
<b>Сем. Lycosidae</b>							
<i>Alopecosa tratalis</i> (Cl., 1758)	41.5–56.1	127.4–192.5	25.5–216	1120–2024			[14]
<i>A. cuneata</i> (Cl., 1758)	90.5	150	66	1308			[14]
<i>A. pulverulenta</i> (Cl., 1758)		75		545			[17]
<i>Pardosa alacris</i> (C.L.K., 1833)	90.7	255	84	1413			[14]
<i>P. amentata</i> (Cl., 1758)	5.6–24.0	68–184	38.3–103.1	322–519	430–1023		[17, 12, 15, ЛС*]
<i>P. lugubris</i> (Walk., 1802) s. str.	40–120	70–240	8.0–125	650–1500			[14]
<i>P. palustris</i> (L., 1758)	11.6	77	57	264			[17]
<i>P. prativaga</i> (L.K., 1870)	5.0	44	49	260			[17]
<i>P. purbeckensis</i> F.O.P.-C., 1985	11.0–28	109–338		340–735			[12]
<i>Trochosa ruricola</i> (De Geer, 1778)	21–55	78–190	71	206–309			[12, 17]
<i>T. terricola</i> (Thor., 1856)	13.5–115	111.5–310	18.4–200	1150–2500			[14, ЛС]
<i>Xerolycosa nemoralis</i> (Westr., 1861)	50.1	94.6	359	1732			[14]

дает вероятное наличие механизма регуляции концентрации металлов в организме пауков.

Накапливать ТМ в высоких концентрациях могут только организмы с высокоэффективной системой детоксикации [5], т.е. животные, имеющие мощный механизм выведения ТМ из обмена

веществ путем их связывания, перевода в неактивную форму или депонирования их в виде гранул. Большинство авторов связывают способность к высокой аккумуляции ТМ ракообразными и паукообразными с наличием у этих животных так называемой гепатопанкреатичес-

Таблица 1. Окончание

Семейство, вид	Концентрация металлов, мкг/г						Источник
	Cd	Cu	Pb	Zn	Fe	Al	
Сем. Pisauridae <i>Dolomedes fimbriatus</i> (Cl., 1758)	3.2–13.0			320–500	190–290		[24]
<i>Pirata piraticus</i> (Cl., 1758)	4.8–163	83–200		321–846			[12]
Сем. Amaurobiidae <i>Amaurobius obustus</i> (L.K., 1868)	54.3	160	23.4	960			[14]
Сем. Zodariidae <i>Zodarion rubidum</i> (Sim., 1914)	30.5	52	438	740			[14]
Сем. Dysderidae <i>Dysdera crocata</i> (C.L.K., 1838)	40	1100		1200			[13]
<i>Harpactea lepida</i> (C.L.K., 1838)	43.2	82	33.7	1273			[14]
Сем. Agelenidae <i>Coelotes inermis</i> (L.K., 1855)	80–130	110–140	22–75	1100–1650			[14]
<i>Histopona torpida</i> (C.L.K., 1834)	30	153	6.9	621			[14]
<i>Tegenaria picta</i> (Sim., 1870)	10	311		412			[12]
Сем. Liocranidae <i>Phrurolithus festivus</i> (C.L.K., 1835)	82	113	1221	1054			[14]
Сем. Clubionidae <i>Clubiona phragmitis</i> (C.L.K., 1843)	11.6–45	116–201		469–709			[12, 17]
<i>Clubiona lutescens</i> (Westr., 1851)		107.6		505.8	1508.4		[ЛС*]
Сем. Hahniidae <i>Hahnia ononidum</i> (Sim., 1875)	30–56.5	61.3–66.6	188–207	751–786			[14]
Сем. Gnaphosidae <i>Micaria fulgens</i> (Walck., 1802)	72.5–100	95–110	337–642	792–931			[14]
<i>Zelotes apricorum</i> (L.K., 1876)	60.2	291.5	40.5	1411			»
<i>Z. electus</i> (C.L.K., 1839)	42	107	457	841			»
Сем. Xysticidae <i>Xysticus kochi</i> (Thor., 1872)	5.6	79		317			[14, 17]
<i>Xysticus cristatus</i> (Clerck, 1758)	3.5–7.2			290–320	110–140		[24]
Сем. Philodromidae <i>Philodromus margaritatus</i> (Clerck, 1758)	3.8–6.2			220–230	120–180		»
<i>Tibellus oblongus</i> (Walck., 1802)	12–13			280	100–180		»

\* ЛС – личное сообщение авторов.

кой железы [5, 27], отсутствующей у многих других групп членистоногих.

Гепатопанкреатическая железа (печень) у пауков огромных размеров, занимает большую часть брюшка и представляет собой систему многочисленных выростов (железистых придатков) средней кишки. Hopkin и Martin [25] обнаружили в клетках печени у *Dysdera crocata* металлы содержащие гранулы двух типов, которые обновляются каждые 24 часа и удаляются с экскрементами. Гранулы типа А содержат цинк и свинец, типа Б – медь и кадмий. Оба вида гранул были найдены в

Таблица 2. Средние значения содержания ТМ в тканях пауков некоторых семейств

Семейства пауков	Zn	Fe	Cu	Pb	Cd
<i>Linyphiidae</i>	468	431	72	151	17
<i>Lycosidae</i>	836	532	156	82	39
Все пауки	630	400	130	130	27

фекалиях. Ludwig и Alberti [28] нашли сфериты в кишечном тракте паука *Coelotes terrestris*, которые функционируют в качестве накопителя-детоксикатора свинца. Clausen [9] обнаружил отрицательную корреляцию между концентрацией свинца и массой исследованных им пауков. В противоположность этому автору, Van Straalen и van Wensem [29] нашли более или менее линейную положительную зависимость между содержанием свинца и массой тела у паука *Centromerus sylvaticus*. Rabitsch [14] подтвердил отрицательную корреляцию между этими показателями, указав, что она обнаружена у всех исследованных им пауков. Если вспомнить, что большую часть массы паука составляет брюшко (особенно у самок), занятую в основном печенью, то отрицательная зависимость между массой тела и содержанием Pb вполне понятна. Чем больше печень, а следовательно и масса, тем лучше металл выводится из организма. Подобные выводы, однако, нуждаются в специальной проверке, так как отрицательная корреляция обнаружена лишь для свинца, в

отношении же других металлов (Zn, Fe, Cu, Cd) зависимость прямо противоположная (табл. 2).

В печени, очевидно, существуют два механизма детоксикации: индукция связывающих металлы протеинов и последующая внутриклеточная сегрегация металлов в гранулы. Иммобилизация и, таким образом, исключение ТМ из обмена веществ, с последующим выведением их из организма, свидетельствует о том, что относительно высокое содержание металлов в пауках не означает неизбежность для них токсических последствий.

Устойчивость организмов к ТМ определяется наличием преадаптаций, физиологических и биохимических адаптаций [5]. К преадаптационным механизмам можно отнести не только рассмотренное выше строение и функционирование печени, обусловливающее высокую резистентность пауков к ТМ, но и особенности морфотипа, который определяет пищевую стратегию и микростациональные преферендумы паука.

Пауки, являясь неспециализированными хищниками, не могут выбирать жертв, содержащих минимальные концентрации ТМ, и таким образом регулировать их поступление в организм, как это показано, например, для некоторых наземных членистоногих, которые в лабораторных условиях различали состав корма, улавливая даже небольшие различия в химическом составе растительного материала [3, 4]. Круг потенциальных жертв паука, и, следовательно, источник поступления ТМ, определяется его жизненной формой: совершенно очевидно, что их список для почвенно-подстиlocных, хортобионтных и тенетных пауков будет различен. Кроме того, выбор жертвы определяется ее наличием или отсутствием в обитаемом пространстве, а также возможностью данной особи паука с ней справиться. Естественно, что пищевые объекты для молодых и взрослых особей будут различны. Вполне очевидно, что тенетные формы, рацион которых составляют в основном подвижные двукрылые насекомые, содержат меньше ТМ, чем почвенно-подстиlocные пауки, весь свой жизненный цикл проводящие в непосредственном контакте с загрязненной средой и питающиеся обитающими здесь же членистоногими.

У пауков существуют и биохимические механизмы детоксикации, также слабо изученные как и преадаптивные. Высокая толерантность пауков помимо прочих механизмов предполагает изменение активности детоксикационных энзимов [30]. У пауков описаны два основных детоксикационных энзима – карбоксилэстераза и глутатион-S-трансфераза [28, 31], нейтрализующие ксенобиотики. Wilczek с соавт. [21] показала, что активность глутатион-S-трансферазы у пауков, живущих в загрязненных местах всегда выше, чем у тех же видов из контрольных местообитаний. Активность другого фермента карбоксилэс-

теразы в пауках, собранных в загрязненных местообитаниях, однако, была ниже, чем в контрольных у двух из трех изученных видов.

Таким образом, очевидно, что пауки представляют перспективную группу для биоиндикации загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами и основные закономерности накопления и выведения тяжелых металлов пауками нуждаются в дальнейших исследованиях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пауки относятся к беспозвоночным животным, способным накапливать ТМ в очень высоких концентрациях. Высокие концентрации ТМ в тканях пауков могут представлять опасность для вторичных консументов, в рационе которых они представлены (рептилии, птицы). Накопление ТМ зависит от типа металла, концентрации его в субстрате, видовой принадлежности паука и морфотипа, определяющего его хищническую стратегию и микростациональные преферендумы. Существуют половые и возрастные различия в аккумуляции ТМ, но, как правило, они не являются общими закономерностями, а видо- и местоспецифичны.

В наибольших концентрациях пауки накапливают Zn, в наименьшей – Cd. Ряд металлов по степени их накопления выглядит следующим образом: Zn > Fe > Cu = Pb > Cd. Отрицательная корреляция между содержанием ТМ и массой пауков, вероятно, справедлива лишь для свинца. В отношении других металлов (Zn, Fe, Cu, Cd) установлена прямая зависимость: более крупные пауки содержат больше ТМ.

Основная роль в детоксикации ТМ у пауков принадлежит печени (гепатопанкреатической железе). Наличие у пауков крупной печени и связанных с ней механизмов нейтрализации и выведения ТМ из организма предполагает высокую степень устойчивости пауков к их высоким концентрациям.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Реймерс Н.Ф. Птицы кедровых лесов юга Средней Сибири и их роль в жизни кедра // Тр. Биол. Ин-та СО АН СССР. 1959. Вып. 5. С. 121.
2. Hunter B.A., Johnson M.S., Thompson D.J. Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem. II. Invertebrates // J. Appl. Ecol. 1987. V. 24. P. 587.
3. Бутовский Р.О. Тяжелые металлы в наземных членистоногих. 1. Ракообразные, паукообразные, губоногие, кивсяки // АгроХимия. 1993. № 5. С. 104.
4. Бутовский Р.О. Тяжелые металлы в наземных членистоногих. 2. Насекомые // АгроХимия. 1993. № 7. С. 113–123.

5. Бутовский Р.О. Тяжелые металлы в наземных членистоногих. З. Механизмы устойчивости // Агрохимия. 1993. № 8. С. 105–117.
6. Бутовский Р.О. Тяжелые металлы в жужелицах // Агрохимия. 1997. № 11. С. 78–86.
7. Ерёмина О.Ю., Бутовский Р.О. Биохимические аспекты влияния тяжелых металлов на беспозвоночных животных // Агрохимия. 1997. № 6. С. 80–91.
8. Иванов А.В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 304 с.
9. Clausen I.H.S. Lead (Pb) in spiders: A possible measure of atmospheric Pb pollution // Environ. Pollut. 1984. V. 8. P. 217.
10. Butovsky R.O., Verhoef S.C., Zaitsev A.S., van Straalen N.M. Heavy metals in soil invertebrate groups as related to contamination // Pollution-induced changes in soil invertebrate food-webs. Р. II. /Eds. Butovsky R.O., van Straalen N.M. 1999. Р. 117–127.
11. Брык М.В. К вопросу о сравнительной оценке мутагенной активности некоторых тяжелых металлов // Гигиенические аспекты охраны окружающей среды. М., 1977. Вып. 5. С. 60.
12. Maelfait J.-P. Soil spiders and bioindication // Bioindicator system for soil pollution. Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1996. P. 165.
13. Hopkin S.P., Martin M.H. Assimilation of zinc, cadmium, lead, cooper, and iron by the spider *Dysdera crocata*, a predator of woodlice // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1985. V. 34. P. 183.
14. Rabitsch W.B. Metal accumulation in arthropods near lead/zinc smelter in Arnoldstein, Austria. III. Arachnida // Environ. Pollut. 1995. V. 90. № 2. P. 249.
15. Tanasevitch A.V. The effect of metallurgical smelter pollution to spiders and its communities (*Arachnida, Araneae*). Preliminary notes // Pollution-induced changes in soil invertebrate food-webs. Р. II. /Eds. Butovsky R., van Straalen N.M. Amsterdam; Moscow, 1999. P. 89–93.
16. Foelix R.F. Biology of spiders. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1982. 306 p.
17. Butovsky R. Heavy metals in invertebrate communities of polluted terrestrial ecosystems in Russia and Western Europe // Pollution-induced changes in soil invertebrate food-webs. / Eds. Butovsky R., Straalen N. Amsterdam; Moscow, 1998. P.87.
18. van Hook R.I., Yates A.J. Transient behavior of cadmium in a prassland arthropod food chain // Environ. Qual. 1975. V. 4. P. 505.
19. van Straalen N.M., van Wensem J. Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body-size and trophic level // Environ. Pollut. 1986. 42 A. P. 209–221.
20. Larsen K.J., Brewer S.R., Taylor D.H. Differential accumulation of heavy metals by web spiders and ground spiders in an old-field // Environ. Toxicology and Chemistry. 1994. V. 13. № 3. P. 503.
21. Wilczek G., Majkus Z., Migula P., Bednarska K., Swierczek E. Heavy metals and detoxifying enzymes in spiders from coal and metallurgic dumps near Ostrava (Czech Republic) // Proc. 16th Europ. Coll. Arachnol., Siedlce, 1997. P. 317.
22. Clausen I.H.S. On the dynamics of cadmium and lead in *Steatoda bipunctata* // Bioindicators deteriorisationis regionis, South Bohemian Biological Centre / Eds. Bohac J., Růžička V. Ceske Budejovice, 1989. P. 315.
23. Clausen I.H.S. The use of spiders (*Araneae*) as ecological indicators // Bull. Brit. Arachnol. Soc. 1986. V. 7. № 3. P. 83.
24. Nuorteva P. Metal distribution patterns and forest decline seeking Achilles'heels for metals in Finnish biocenoses // Publication of the Department of environmental conservation at the University of Helsinki. Helsinki, 1990. № 11. P. 19.
25. Hopkin S.P., Martin M.H. Assimilation of zinc, cadmium, lead, cooper, and iron by the spider *Dysdera crocata*, a predator of woodlice // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1985. V. 34. P. 183.
26. Rabitsch W.B. Metal accumulation in arthropods near lead/zinc smelter in Arnoldstein, Austria. II. Formicidae // Environ. Pollution. 1995. V. 90. P. 239.
27. Hopkin S.P. Ecophysiology of metals in terrestrial invertebrates // Elsevier Appl. Sci. London, 1989. 289 p.
28. Marczyk G., Migula P., Trzcionka E. Physiological responses of spiders to environmental pollution in the Silesian Region (Southern Poland) // Sci. Total Environ. Amsterdam: Elsvier Science, 1993. V. 2. P. 1315.
29. van Straalen N.M., van Wensem J. Heavy metal content of forest litter arthropods as related to body-size and trophic level // Environ. Pollut. 1986. V. 42A. P. 209.
30. Wilkinson C.F. The metabolism of xenobiotics // A study in biological evolution. The scientific basis of toxicity assessment / Ed. Witsch H. Elsevier: North Holland Biomedical Press. P. 251.
31. Wilczek G., Migula P. Metal body burdens and detoxifying enzymes in spiders from industrially polluted areas // Fresenius J. Anal. Chem. 1996. V. 354. P. 643.